LA NATURE MORPHOLOGIQUE DU BOURGEON FÉMININ DES CORDAÏTES

par

J. C. SCHOUTE.

Dans la morphologie botanique on peut remarquer le fait assez curieux que l'organisation morphologique de la fleur des Angiospermes est assez claire en grandes lignes, tandis que la nature de la fructification des Gymnospermes, qui sont pourtant plus simples, nous présente beaucoup plus de difficultés. Les faits principaux même de cette fructification ne sont pas encore tout-à-fait connus dans plusieurs classes.

Chez les Angiospermes nous savons que chaque fleur représente un strobile simple, c. à. d. un seul axe avec des sporophylles et souvent encore d'autres organes foliaires; chez les Gymnospermes au contraire, il y a plusieurs cas où nous ne savons pas encore si une fructification quelconque représente un strobile ou une inflorescence à axe ramifié. C'est surtout la fructification féminine qui nous est souvent tout-à-fait obscure à cause de la réduction de ses membres.

Les Gymnospermes récentes, quoique beaucoup plus faciles à étudier que les Gymnospermes fossiles, ne sont pas mieux connues que ces dernières; je n'ai qu'a mentionner le cône féminin des Conifères, pour évoquer l'idée d'une foule de théories, défendues avec beaucoup de zèle et de talent par des auteurs célèbres, mais toutes encore incapables d'emporter une victoire décisive. Par contre les Ptéridospermées nous offrent des conditions beaucoup plus

claires, avec la seule exception que nous ne connaissons point encore la valeur morphologique de l'ovule lui-même et de ses téguments.

Quand on consulte les principaux traités généraux sur les Cordaïtes, on trouvera, que tous les auteurs sont à peu près d'accord sur la nature de la fructification féminine de ces arbres. En se basant sur les recherches de Grand'Eury, (1), de Renault (2) et de Bertrand (3), on attribue aux Cordaïtes une inflorescence féminine composée, qui consiste d'une espèce d'épi à bourgeons femelles, qui ne sont à leur tour que des épis courtes ou des châtons, avec beaucoup de bractées stériles et seulement quelques bractées fertiles, portant chacune une seule fleur à l'aisselle. Pour ne mentionner que les traités principaux et les plus récents, on trouve cette opinion dans les livres de Coulter and Chamberlain (4), Seward (5), Potonié (6), von Wettstein (8), Scott (9); tout porte donc à ne pas douter de la vérité de la conception donnée.

La présence d'une inflorescence tellement compliquée dans une si ancienne classe des Gymnospermes doit être considerée comme un fait de grande importance pour les spéculations sur les relations d'affinité parmi les classes des Gymnospermes; en effet nous trouvons dans le livre de Coulter and Chamberlain (4, p. 175) le passage suivant: "The ovulate strobilus (de Cordaïtes) evidently differs from the staminate in being compound";... "This character is distinct from any tendency shown by the strobile of the cycadophytes, and is evidently one that is continued in those groups of Coniferales (especially Abietineae) in which the "ovuliferous scale" is believed to represent a reduced axillary shoot".

Malgré cette unanimité des auteurs, un examen critique des preuves, que la litérature nous fournit sur la nature composée du bourgeon féminin, nous montre bientôt que celles-ci sont extrêmement faibles et que la position des fleurs à l'aisselle des bractées, une position qui est toujours

mentionnée mais jamais constatée nettement, en est la base principale.

Grand'Eury (1, p. 230) dit des bourgeons femelles: „Ce sont des épis portant à l'aisselle d'écailles foliacées des rudiments de graines"... "Tantôt ces jeunes graines étaient espacées et fixées sans bractées sur un axe court, comme sur une grappe, tantôt elles étaient solitaires à l'aisselle d'une seule bractée"; la position ne paraît donc pas avoir été toujours axillaire. Renault ne fait nulle part mention de la position relative des ovules et des bractées; il croit cependant voir des „bractéoles" au pédoncule de l'ovule chez le *Cordaïanthus Williamsonii*, une observation qui aurait donné un argument d'une importance presque décisive, si elle avait été confirmée. Les recherches que Bertrand a fait aux préparations de Renault lui-même n'ont cependant jamais montré ces bractéoles, et Renault s'est probablement trompé (3, p. 47; 9, p. 296). Bertrand enfin, qui décrit en détails les bourgeons femelles, ne nous donne que l'assertion que le rapport entre l'ovule et sa bractée-mère est très difficile à reconnaître. Il dit (3, p. 46): "En général, le développement de la fleur femelle a provoqué des perturbations locales, glissements et chevauchements des organes voisins. Il est ordinairement très difficile de reconnaître la bractée-mère à l'aisselle de laquelle est née la fleur femelle et dont celle-ci représente le bourgeon axillaire. Certaines écailles bractéales étaient frappées d'atrophie. Ces atrophies sont nombreuses près des ovules développés. Souvent l'ovule semble avoir glissé comme entraîné dans le sens des hélices secondaires dominantes". On voit donc que la position axillaire des ovules n'est point encore prouvée exactement, surtout quand on remarque que Bertrand a dit quelques lignes plus haut:

„Devant la plupart des écailles bractéales il n'y a rien, pas même la trace d'un organe atrophié, ou seulement des restes de poils fripés par contraction. Devant quelques

autres écailles, *très peu nombreuses*, il y a une fleur femelle. On ne doit pas oublier que *cette appréciation est donnée sur un très petit nombre de coupes sous-apicales* seulement favorables". Néanmoins, Bertrand et avec lui tous les auteurs des traités prennent l'ovule avec son pédoncule pour une fleur, à cause de la position axillaire assumée.

Comme je ne pouvais estimer une telle base suffisante pour une opinion d'importance scientifique, j'ai essayé de gagner un peu plus de clarté. ayant la conviction que ce but pourrait être réalisé, dès qu'on aurait des préparations de *Cordaianthus* qui montreraient une phyllotaxie régulière des bractées. Si les ovules étaient des fleurs axillaires, on devrait pouvoir numéroter régulièrement les bractées en omettant les ovules; si les ovules étaient attachés à des sporophylles très réduits, les ovules devraient être classés parmi les autres feuilles et la phyllotaxie ne serait pas complète sans eux. Il est vrai que Bertrand a écrit de ses préparation: „Il n' a pas été possible de déterminer le cycle de ces hélices dans les divers bourgeons analysés à cause des perturbations qu'y a introduites le développement des fleurs femelles". Mais j'ai cru qu'une nouvelle tentative mériterait en tout cas d'être entreprise.

Les figures que Renault nous donne ne m'ont pas été utiles pour ce but: il ne nous donne qu'un seul dessin, d'après la même preparation de *Cordaianthus Zeilleri*, qui a été reproduite plus tard beaucoup mieux par plusieurs photographies excellentes par Bertrand. Il ne me restait donc que les nombreuses photographies de la belle monographie de Bertrand. Dans cette mémoire nous trouvons des photographies de sections transversales — les seules qui peuvent nous donner les renseignements nécessaires — des préparations suivantes des Renault: B 193 c 15 (fig. 1), c 12 (fig. 6), c 3 (fig. 9), c 2 (fig. 15), c 14 (fig. 31), c 1 (fig. 35), c 13 (fig. 36) et c 8 (fig. 42). Trois de ces sections ne pouvaient pas servir à notre but, soit parce que

les bractées stériles ne fussent plus présents tout autour de la zone fertile, de manière qu'il était impossible d'étudier la phyllotaxie des bractées, soit parce que les ovules eux-mêmes fissent défaut. Pour l'examen il ne restait donc que cinq sections c. à. d. celles-là reproduites dans les figures 1, 6, 15, 35, et 36; or, parmi ces cinq sections, deux, les figures 1 et 36, m'ont offert la possibilité de reconnaître avec certitude la phyllotaxie de leurs organes. Sur la photographie de fig. 6 les parastiches des bractées les plus extérieurs étaient assez clairs; mais en outre de quelques incertitudes du côté gauche, tout examen devrait échouer parce que les dernières bractées autour des ovules étaient tellement vagues, probablement à cause d'une fossilisation insuffisante, qu'on ne pourrait jamais constater la présence on l'absence d'une certaine bractée. Dans les sections des fig. 15 et 35 les parastiches des bractées stériles étaient trop irréguliers pour déterminer leur phyllotaxie; peut-être que leur position avait été irrégulière dans l'objet vivant, ou peut-être que leur arrangement avait été perturbé avant la fossilisation.

Les deux sections des fig. 1 et 36 au contraire montraient les parastiches de leurs bractées d'une manière nette et facile à constater. Pour étudier leur arrangement j'ai fait projeter d'abord les figures par un épiscope sur un papier blanc, puis j'ai dessiné les contours des feuilles, des ovules (et de l'axe); dans les figures obtenues de cette manière on pouvait sans aucun effort indiquer les parastiches. Les figures 1 et 3, reproduites dans le texte de cette communication, ont été faites d'après ces dessins par le dessinateur de notre laboratoire M. R. Hoeksema. Tous les détails de structure qui ne sont pas nécessaires pour nos besoins ont été omis; les feuilles, les ovules et l'axe ont été dessinés tous en noir pour mieux faire ressortir leur arrangement.

Dans la fig. 1, qui représente l'objet-type de *Cordaianthus Zeilleri* B. R. il n'était pas difficile de reconnaître des

spires ou parastiches dextrorses par 5 et des parastiches sinistrorses par 8; en partant d'une bractée quelconque de celles qui se trouvaient le plus extérieur il était donc possible de numéroter toutes comme j'ai fait dans la figure 1. Dans cette figure les cinq ovules portent aussi des numéros, de 47 à 51. Dans mes premières tentatives cependant j'avais numéroté seulement les bractées, en omettant les ovules,

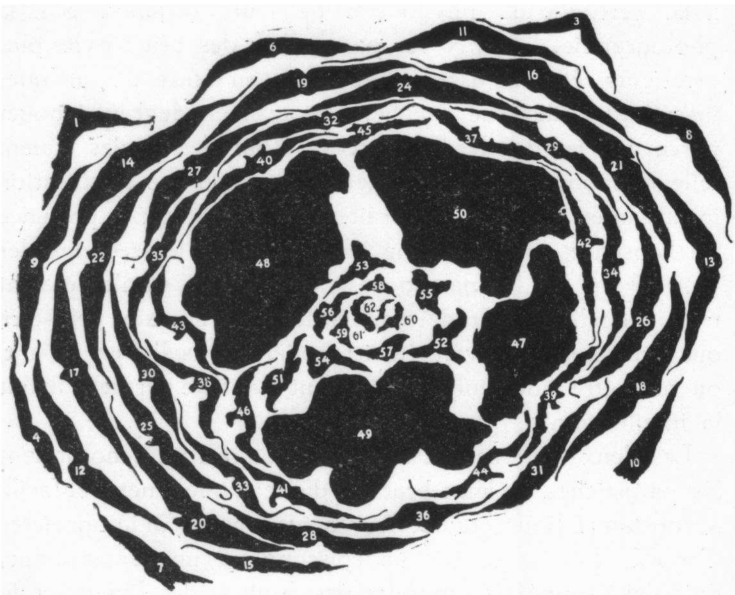


Fig. 1. Cordaianthus Zeilleri. Silhouette de la préparation de Renault B 193, c 15. Les nombres des organes sont indiqués.

parce que je sortais de l'idée que ces ovules seraient des organes axillaires de quelques unes des bractées entourantes. Le résultat était que toutes les parastiches pouvaient être suivis très bien de cette manière; notre figure 2 nous rend les centres des bractées, numérotes de cette manière. Ma première impression, en voyant que celà était possible, fut donc que j'avais démontré la réalité de l'opinion commune de la nature caulinaire des ovules.

En regardant de plus près, je remarquai cependant bientôt que les cinq ovules n'avaient pas de bractées-mères indiquées nettement; la seule solution serait que l'ovule O_1 fut née à l'aisselle de la bractée 42, et O_2 à O_5 successivement aux aisselles des bractées 43—46. Toutes les ovules seraient donc placées avant le bord gauche de leurs bractées-mères, ou même au-delà du bord gauche. Ce serait donc ce que Bertrand a indiqué, le glissement des ovules dans le sens des parastiches; seulement il serait assez

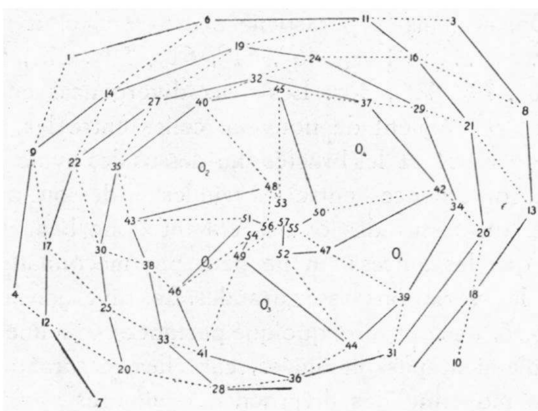


Fig. 2. Cours des parastiches par 5 (en trait plein) et par 8 (en pointillé) dans l'object de Fig. 1 dans le cas qu'on ne compte pas les ovules parmi les organes foliaires.

curieux que tous les ovules fussent déplacés dans le même sens selon les mêmes parastiches et à peu pres sur une même distance.

Ce fait une fois constaté, j'ai essayé de déterminer les divergences secondaires selon les parastiches par 3, par 5 et par 8. En assumant un centre de construction dans la figure 2, et en assumant des centres dans toutes les bractées et dans les ovules, je pouvais déterminer à l'aide d'une alidade, soit il d'une manière assez grossière, les divergences

mentionnées. Les résultats étaient assez interéssants pour les rendre ici en quelques détails.

Les divergences secondaires d'après les parastiches par 3 étaient: dans le parastiche 1—4—7 etc.: 49°, 29°, 98°, 40°, 47°, 58°, 56°, 44°, 43°, 61°, 53°, 48°, 71°, 57°, 34°, 8°, 54°, 54°. La divergence indiquée en noir de 8° était celle entre la bractée 46, feuille-mère de O_5, et 49, la première bractée au-dessus des ovules de ce parastiche. Dans le parastische 2—5—8 nous avions: 43°, 78°, 42°, 38°,... + ... = 132°, 41°, 61°, 64°, 37°, 41°, 60°, **26°**, 42°, 73°, et dans le parastiche 3—6—9 c' était 61°, 56°, 39°,... + ... = 136°, 46°, 51°, 61°, 52°, 37°, 50°, 52°, 43°, 78°, **19°**, 72°, 30°. Les deux divergences en noir de 26° et 19° étaient de nouveau celles entre les bractées-mères 44 et 45 et les bractées au-dessus des ovules. Toutes les trois divergences entre les feuilles au-dessous des ovules et celles au-dessus des ovules étaient donc beaucoup plus petites que les autres; on ne peut pas méconnaitre ce fait, malgré les variations assez grandes. Les divergences 42—45 et 43—46, au contraire, quoique partant aussi d'une bractée-mère, n'étaient pas diminuées, car elles mesuraient 78° et 34°. La moyenne des divergences ordinaires était 53°, celle des trois divergences extraordinaires était 18°; la plus grande de ces trois, de 26°, était toujours inférieure de 3° à la plus petite divergence ordinaire de 29°. La succession régulière des feuilles dans la région des ovules était donc troublée; le même résultat fut obtenu par l'étude des parastiches par 5 et par 8.

Dans les parastiches par 5 les divergences ordinaires, qui vont dans le sens inverse de la spire génératrice et qu'on peut donc considérer comme négatives, fluctuaient de -17° jusqu'à -50°, avec une moyenne de -32°; les cinq divergences extraordinaires entre les cinq bractées-mères et les bractées au-dessus des ovules fluctuaient de -34° à -81° avec une moyenne de -62°. Dans les parastiches par 8 enfin

les divergences normales fluctuaient entre 7° et 41° (moyenne 22°), tandis que dans chacune des huit parastiches il y avait une seule qui était beaucoup plus petite, c. à. d. ou zéro ou même en sens inverse, négative. Ces huit divergences étaient de nouveau celles qui existaient entre les huit dernières bractées au-dessous des ovules (trois bractées stériles et cinq feuilles-mères) et les bractées au-dessus des ovules; elles fluctuaient de -24° à 0° (moyenne -9°).

Les trois moyennes, trouvées pour les divergences ordinaires des parastiches par 3, 5 et 8 de 53°, -32° et 22° correspondent assez bien entre eux; la valeur de la divergence fondamentale, calculée de chacune de ces trois moyennes, est 138°.

Donc entre les divergences normales et les divergences extraordinaires il y avait toujours cette même différence, que les dernières étaient inférieures d'environ 30° à 35°. Cette différence était égale à la divergence moyenne dans les parastiches par 5 eux-mêmes, qui était -32°. Exprimé d'une autre manière: toutes les bractées au-dessus des ovules étaient déplacées dans la direction des parastiches par 5 d'une distance, équivalente à la divergence secondaire de ces parastiches. On obtient en effet des conditions tout-à-fait analogues à celles que nous observons ici, quand on supprime cinq organes consécutifs dans une figure schématique d'une phyllotaxie de la série principale.

Or, ceci une fois établi, il va sans dire que le moyen d'éliminer toute irrégularité, c'est de numéroter les ovules des feuilles dans la phyllotaxie des bractées. Quand on fait celà, comme dans notre figure 1, toutes les divergences dans la région des ovules correspondent avec les divergences normales: les trois divergences des parastiches par trois 44—47, 45—48, 46—49, au lieu de 26°, 8° et 19° deviennent 43°, 57°, 45°, ou moyennant 48° (moyenne des autres divergences des parastiches par 3 53°); les divergences

extraordinaires des parastiches par 5 nous donnent une moyenne de -31° et celles des parastiches par 8 de 21°; ces divergences égalent donc tout-à-fait les divergences normales.

La même chose se montre, d'une manière beaucoup plus saillante, dans le parcours des parastiches. Dans notre figure 2 tous les parastiches par 5 et par 8, qui y ont été déssinés, montrent un changement brusque de leur direction, ou rebroussent même chemin, quand ils franchissent la zone des ovules; dans la figure 1 tous les parastiches approchent beaucoup plus de spires régulières et le sens des spires régulières est toujours le même. Le développement énorme des ovules n'a même pas nui considérablement au cours régulier des parastiches, malgré tout ce que Bertrand en a relaté. Les bractées extérieures ont été évidemment déplacées principalement en dehors, mais peu ou point du tout dans la direction latérale.

Avant de quitter notre objet, je voudrais faire encore attention à la préfoliation des bractées. Cette préfoliation est presque partout eutope, en accord avec l'ordre des feuilles dans la spire génératrice: les seules exceptions sont faites par les bractées 28 et 31, qui au lieu d'être couvertes par 25 et 26, les couvrent elles-mêmes. Une telle petite irrégularité n'a rien d'étonnant, même pas chez les plantes vivantes qui n'ont pas encore subi toutes les influences du monde ambiant, auxquelles les parties des fossiles doivent avoir été exposées avant la fossilisation.

Quand nous voulons maintenant tirer les conclusions de notre examen, nous pouvons d'abord constater que la phyllotaxie était de la série principale, et très régulière. Par le fait même de cette régularité, il nous a été possible de déterminer la place des ovules parmi les organes, et cette place était, contraire aux idées courantes, celle de feuilles, non de produits axillaires. De là nous croyons être justifiés à conclure, que la nature foliaire des organes qui

portent les ovules à leur sommet, n'est plus discutable désormais.

Cette conclusion a été confirmée entièrement par l'examen de la seconde photographie mentionnée, de la figure 36 de Bertrand, qui représente un *Cordaianthus*, sans indication du nom spécifique. Ma figure 3 donne le dessin de M. Hoeksema d'après cette figure 36, avec omission

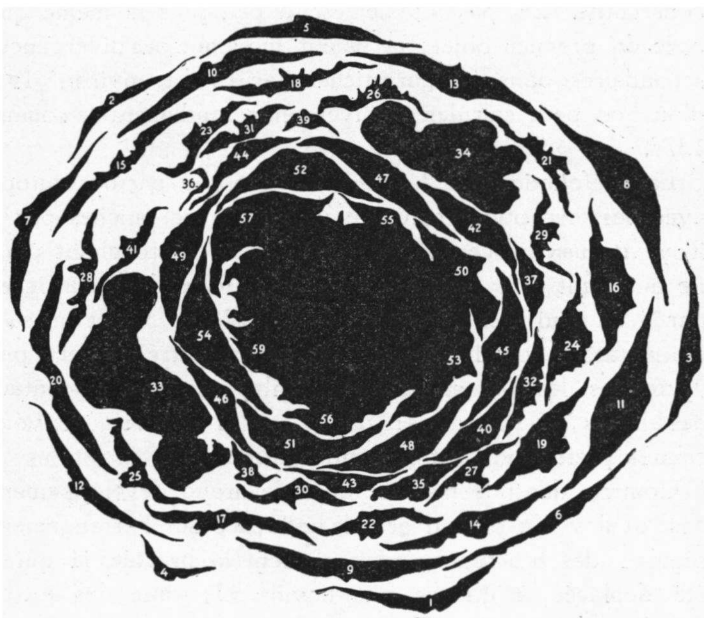


Fig. 3. *Cordaianthus* sp. Silhouette de la préparation de Renault B 193, c 13. Les nombres des organes sont indiqués.

des bractées éparses à l'extérieur de l'objet. Les bractées nous montrent bientôt leurs parastiches sinistrorses par 5 et dextrorses par 8, et il était facile de numéroter les bractées selon la spire génératrice. Seulement pour faire celà on était obligé à attribuer deux numéros aux deux ovules qui se trouvent dans la section. Comme dans notre premier objet, ces numéros étaient des nombres consécutifs,

ce qui nous donne encore plus de confiance en la vérité de nos conclusions. Car, quand la plupart des feuilles d'un strobile sont des bractées stériles et que quelques unes seulement se développent en sporophylles, on s'attendra à voir que la période de formation des sporophylles est d'une durée courte et continue, de sorte que les numéros des sporophylles dans la spire génératrice soient des nombres consécutifs. La phyllotaxie est à peu près la même que celle du premier objet; la valeur moyenne des divergences secondaires dans les parastiches par 13 est environ -15°, d'où l'on peut calculer la divergence fondamentale comme 137°.

La préfoliation des bractées est presque partout eutope avec les exceptions suivantes: dans les parastiches par 5 il y a plusieurs cas où les bractées, ne se touchant plus, ne montrent plus aucune préfoliation; dans les parastiches par 8 un seul contact manque (entre 28 et 36) et un seul est métatope, où 41 couvre 33 au lieu d'être couverte par 33. Dans les parastiches par 3, il y a rarement contact des bords des bractées; dans les cas où nous trouvons cela la préfoliation est toujours eutope.

Comme dans le premier objet le grand développement des ovules n'a pas eu grande influence sur l'arrangement régulier des bractées; c'est seulement la bractée 41 qui a été deplacée à gauche par l'ovule 33; toutes les autres bractées sont restées à peu près en place.

Une autre chose qui est très claire dans la figure, c'est qu'il n'y a pas de bractées-mères à l'extérieur des ovules. Les bractées qu'on pourrait encore prendre le mieux pour des bractées-mères sont les numéros 25 et 26, mais le déplacement des ovules, cette fois selon les parastiches par 8, serait alors extrêmement grand.

L'axe du strobile étant coupé dans un plan un peu oblique, les feuilles 51, 52 et 54 à gauche étaient encore libres, tandis qu' à droite 50 et 53 étaient déjà coupées par leur

insertion; de la même manière 59 était encore visible à gauche, tandis que l'insertion de 58 avait déjà disparu; tout cela ne porte aucun préjudice à notre résultat.

Par contre, nous pouvons constater que notre second objet confirme de la manière la plus nette les résultats obtenus au premier; par le fait que seulement deux ovules ont été formés, le cas est même clair au premier abord.

Dans un article sur *l'Acmopyle*, genre voisin de Podocarpus, M. B. Sahni (7) émet l'opinion que les Gymnospermes doivent être divisés en deux grandes groupes, les *Phyllospermes*, portant leurs ovules sur des feuilles, et les *Stachyospermes*, où les ovules se trouvent sur des axes.

M. Scott dans ses „Studies", (9, p. 313) s'oppose à cette classification, à cause de nos connaissances insuffisantes de la nature morphologique de l'inflorescence féminine tant des Cordaïtes que des Conifères.

Je crois avoir demontré plus haut que la distinction de M. Sahni perd son dernier support, c. à. d. la nature caulinaire assumée jusqu'à présent du pédicelle de l'ovule de Cordaïtes.

En effet il me semble que les Gymnospermes comme toutes les Angiospermes et toutes les Ptéridophytes, sauf les Psilophytines, ne forment leurs sporanges que sur des sporophylles.

Dans la plupart des Gymnospermes l'existance de ces sporophylles est manifeste et indéniable, non seulement dans les Ptéridospermées et les Cycadées, mais aussi dans les Cordaïtes, les Bennettites et dans la plupart des Conifères.

C'est seulement dans une partie des Taxacées, dans le Ginkgo et dans les Gnétacées que le sporophylle est tellement réduit qu'il n'en reste souvent que l'ovule lui-même. Dans ces cas on pourrait dire que l'axe porte l'ovule directement, mais on pourrait prétendre le contraire avec autant de raison; et sûrément la différence graduelle entre

les formes à sporophylle encore visible mais très réduit, et celles à ovule sans autres restes du sporophylle n'est pas appropriée pour en faire la base d'une classification des Gymnospermes.

Résumé et conclusions.

1. Les bractées de *Cordaianthus* pouvaient être arrangées selon une phyllotaxie régulière de la série principale.

2. Dans ces cas chaque organe qui portait un ovule à son sommet, était placé dans la phyllotaxie à la place d'une feuille.

3. Les ovules avec leurs pédicelles avaient la valeur morphologique de sporophylles très simples et non pas de fleurs.

4. Le bourgeon féminin des Cordaïtes était un strobile et non une inflorescence.

5. Les Cordaïtes, par la structure morphologique de leur fructification féminine ne se rapprochaient guère des Conifères, mais plutôt des Bennettites.

6. La division des Gymnospermes en Phyllospermes et Stachyospermes, proposée par M. Sahni, doit être abandonnée.

Literature.

(1) F. C. Grand'Eury, La flore carbonifère du Département de la Loire, Mém. Acad. Sc. 24, 1877.

(2) B. Renault, Structure comparée de quelques tiges de la flore Carbonifère. Nouv. Arch. du Muséum 2ième Sér. T. 2, 1879.

(3) C. Eg. Bertrand, Le bourgeon femelle des Cordaïtes, d'après les préparations de Bernard Renault, Bull. d. S. de la Soc. d. Sc. d. Nancy Sér. 3, T. 12, 1911.

(4) J. M. Coulter and C. J. Chamberlain, Morphology of Gymnosperms, revised edition, Chicago, 1917.
(5) A. C. Seward, Fossil Plants 3, Cambridge, 1917.
(6) H. Potonié, Lehrbuch der Paläobotanik, 2. Auflage von W. Gothan, Berlin 1921.
(7) B. Sahni, On the structure and affinities of Acmopyle Pancheri, Pilger. Phil. Trans. Roy. Soc. London, B. 210, 1921, p. 253.
(8) R. Wettstein, Handbuch der systematischen Botanik, 1, Leipzig u. Wien, 1923.
(9) D. H. Scott, Studies in fossil botany 2, London, 1923.

Décembre 1924.

Laboratoire de Botanique de l'Université de Groningen.